# Die atypische Struktur der jungen Wurzeln einer Wüstensukkulente Echinocactus platyacanthus

A. LUX & S. INANAGA


## Abstract:

The primary structure of *Echinocactus platyacanthus* seminal root is regular. The vascular pattern is tetrarch, the proportion of cortex is high, up to 90 % of the root transection. Hypodermis consists of large cells. Thickening of these cells and development of Casparian bands in endodermis occurs close to the root apex.

The way of secondary thickening of the root is exceptional. The difference in the activity of fusiform initials and initials of the primary rays is characteristic for the formation and function of the cambium. The activity of the first ones results in formation of four vascular sectors against the phloem poles. Between these sectors four broad primary rays are formed by the activity of ray initials. The separation of the vascular sectors and lower activity of the ray initials, compensated by the increased cell volume in parenchyma sectors result in the atypical form of secondary thickening of these roots. The role of intensively developed parenchyma sectors in the central cylinder of root of this desert succulent is discussed in relation to water accumulation and adaptation to the drastic changes in the volume of young roots during the dry season.


## Einleitung

Als typische Vertreter der Sukkulenten weisen die Kakteen spezifische, auf verschiedenen Organisationsebenen zu beobachtende Besonderheiten auf. Im Hinblick auf die Struktur handelt es sich bei einigen Arten um die Präsenz atypischer Milchkanäle (MAUSETH 1978), Aufbauanomalien des sekundären Xylems des Sprosses (GIBSON 1973), Transformationen bedingt durch die Wachstums- oder Entwicklungsveränderungen (Heterochroneffekt, ALTESOR et al. 1994), Entwicklung des polymorphen Xylems, bei der die junge Pflanze einen unterschiedlichen Xylemtyp als später im Laufe der fortgeschrittenen Ontogenese produziert (MAUSETH & PLEMONS 1995).

Bisher wurde der Untersuchung der Kakteenwurzeln relativ wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Deren Morphologie beachteten PRESTON (1900) und neuerdings GIBSON und NOBEL (1986). Sporadische anatomische Untersuchungen beschreiben anomale polyarche Wurzelstruktur und atypisches sekundäres Wachstum (GIBSON 1973). Bei der Art *Ferocactus acanthodes* bestätigten EWERS et al. (1992) eine für die Wasserversorgung zuständige kritische Region in der Übergangszone zwischen Wurzel und Sproß.

Im Hinblick auf die unzureichend bearbeitete Wurzelanatomie der Kakteen, die mehrere Eigenschaften aus der Sicht der Anpassung solcher Pflanzen auf extreme

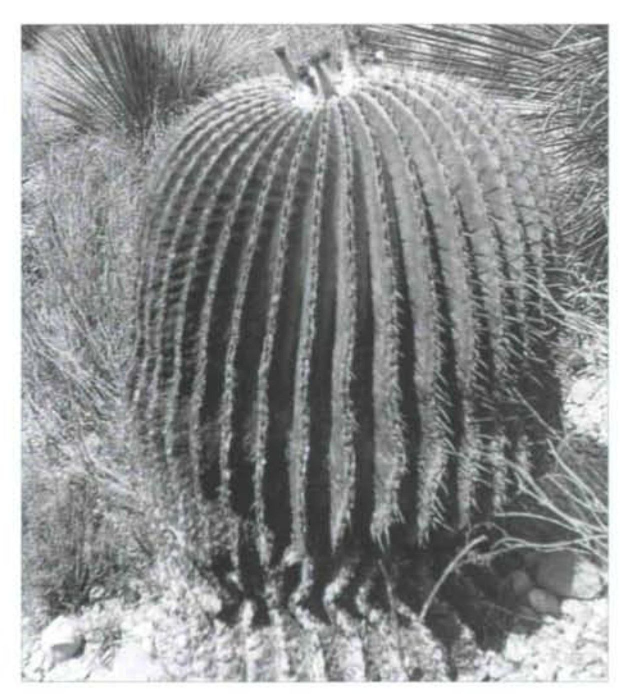


Abb.1. *Echinocactus platyacanthus*, erwachsene Pflanze mit den Früchten.

Trockenbedingungen arider Gegenden vorsieht, haben wir den Entschluß gefaßt, dieser Problematik mehr Aufmerksamkeit zu schenken. In der Arbeit LUX et al. (1994) untersuchten wir die Radikula im Embryo von *Echinocactus platyacanthus*. Es handelt sich um eine große, faßartige Kaktee (Abb. 1), die zu den bedeutendsten Vertretern arider Gegenden der mexikanischen Flora zählt. Die vorliegende Arbeit trägt zur fortlaufenden Untersuchung der Wurzeln dieser Pflanzen bei.

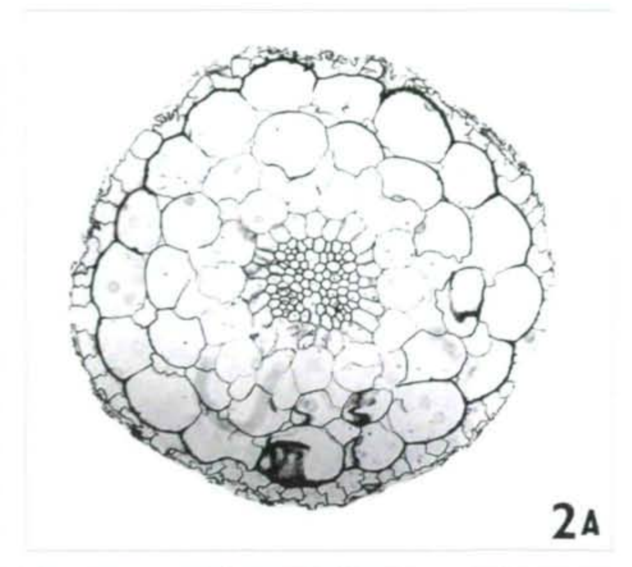
## Material und Methoden

Die aus der Umgebung Rayones, Staat Nuevo León in Mexiko vorkommenden Samen wurden auf einem mit halber Knopp-Lösung befeuchteten Perlit-Boden bei 25 °C und 12 - stündiger Photoperiode ausgesät. Die ersten Proben wurden von Sämlingen 10 Tage nach der Keimung, weitere Proben von ca. einjährigen, unter Treibhaus-Bedingungen gezüchteten Pflanzen entnommen. Bei beiden Proben wurden 1-2 mm lange Segmente der Primärwurzeln von einer ca. 5 mm von der Basis entfernten Stelle entnommen, und 3 Stunden in einer 5-prozentigen Glutaraldehyd-Lösung im 0,1 M Phosphat Puffer bei einem pH von 7,2 fixiert. Nach mehrfacher Spülung in Phosphat Puffer wurden die Proben 2 Stunden in einer 2-prozentigen $OsO_4$-Lösung im Phosphat Puffer postfixiert. Beide Fixierungsvorgänge fanden jeweils bei Labortemperatur statt. Nach sorgfältiger Spülung in Phosphat Puffer wurden die Proben in einer aufsteigenden Azeton-Reihe entwässert und in Spurr-Medium eingebettet. Ca. 1 µm dicke Schnitte wurden mittels LKB-Ultramikrotom angefertigt und mit dem Toluidin-Blau und dem basischen Fuchsin gefärbt (LUX 1981). Mikrophotos wurden auf photografischen Platten ORWO M01 unter Anwendung eines Zeiss Mikroskops (Jena) erstellt. Das Vorkommen Casparischer Streifen und lamellaren Suberins in der Exodermis und Endodermis bestätigt man auf den Handschnitten unter Anwendung des Fluoreszierungsverfahrens nach BRUNDRETT et al. (1988, 1991).

## Ergebnisse und Diskussion

### Primärer Bau der Wurzel

Der Durchmesser einer Primärwurzel beträgt ca. 0,4 mm. Bei der Untersuchung der Querschnitte dieser Wurzeln erscheint auffällig der große Anteil des peripheren Gewebes, das ca. 90 Prozent der Querschnittfläche einnimmt (Abb. 2A). Die rhizodermalen Zellen sind klein, dünnwandig, die primäre Rinde besteht aus 3 Zell-



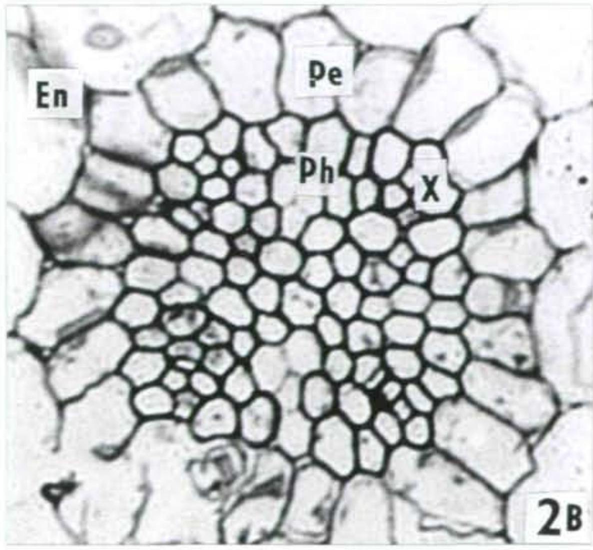




Abb.2A. Querschnitt durch die Primärwurzel eines 10-tägigen Sämlings. x 140. Abb. 2B. Detail des tetrarchen Zentralzylinders.

schichten, deren Größe in der zentripetalen Richtung abnimmt. Die einschichtige Hypodermis besteht aus großen, insbesondere an den äußeren tangentialen Wänden verdickten Zellen mit einer positiven Reaktion für lamellares Suberin. Die Präsenz der Casparischen Streifen war hier nicht bestätigt, die Endodermiszellen wiesen aber sehr markante Casparische Streifen in derselben Ebene auf. In der parenchymatischen primären Rinde befinden sich zahlreiche Interzellularen. Der kleinzellige Zentralzylinder ist schmal, im Querschnitt annähernd quadratisch. Deren Form hängt mit dem tetrarchen Leitmuster zusammen. Der Perizykel ist einschichtig mit verbreiteten Zellen in Radialrichtung (Abb. 2B).

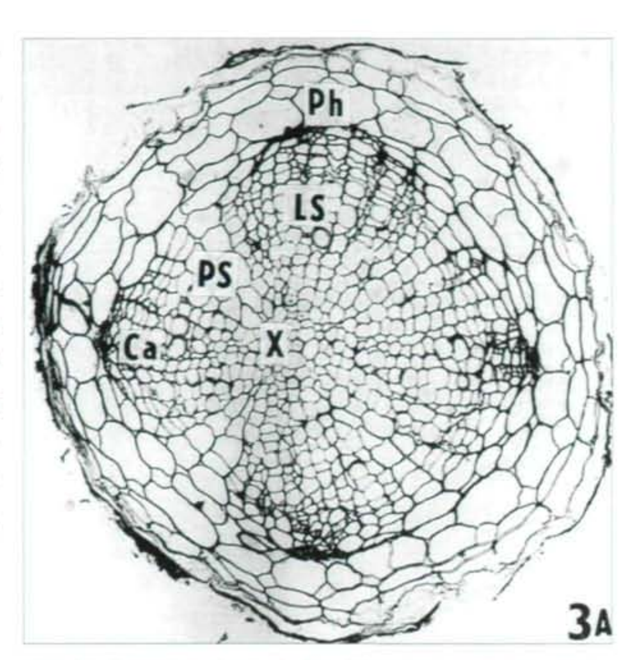


Abb. 3A. Querschnitt durch die ältere Wurzel mit atypischer cambialer Tätigkeit. x 140.-

## Entstehung des Cambiums, sekundäres Dickenwachstum

Wie üblich, entsteht das Cambium zuerst an den Innenseiten der Phloempole und nimmt seine Funktion auf die herkömmliche Weise auf: zentripetal liefert es sekundäres Xylem, zentrifugal das sekundäre Phloem. Gegenüber den Phloempolen nach innen bilden sich auf diese Weise sekundäre Leitgewebesektoren. Diese alternieren radial mit parenchymatischen Sektoren, welche sich nach außen gegenüber den Xylempolen bilden (Abb. 3A, 3C). Die parenchymatischen Sektoren sind mit den primären Strahlen identisch. Die Strahlinitialen sind vom Perizykel gegenüber den Xylempolen abgeleitet. Die einzelnen parenchymatischen Sektoren sind im Querschnitt 2 bis 3, manchmal auch mehrere einzellige radiale Reihen breit. Sie bestehen aus großen, im Querschnitt ca. quadratischen, länglich verlängerten Zellen, die mehr oder weniger regelmäßig angeordnet sind. Deren niedrige Anzahl innerhalb der radialen Reihe, zusammen mit der Ausdehnung der radialen Wände, weisen auf die niedere Frequenz der periklinen Teilung von Strahlinitialen hin. Auch die Strahlinitialen fungieren dipleurisch, deren Derivate teilen sich aber offensichtlich nicht. Während die durch das sekundäre Dickenwachstum eintretende Dilatation in den Leitgewebesektoren dank der radialen Teilung der fusiformen Initialen kompensiert ist, dehnen sich die Zellen innerhalb der breiten parenchymatischen Sektoren in tangentialer Richtung entsprechend aus. Deren Dimension vergrößert sich demzufolge in Richtung der Peripherie. Die niedere Frequenz und die asynchron verlaufende periklinale Teilung der Strahlinitialen ist der Grund dafür, daß sich in der Wurzel kein eindeutiger geschlossener Cambiumzylinder bildet.

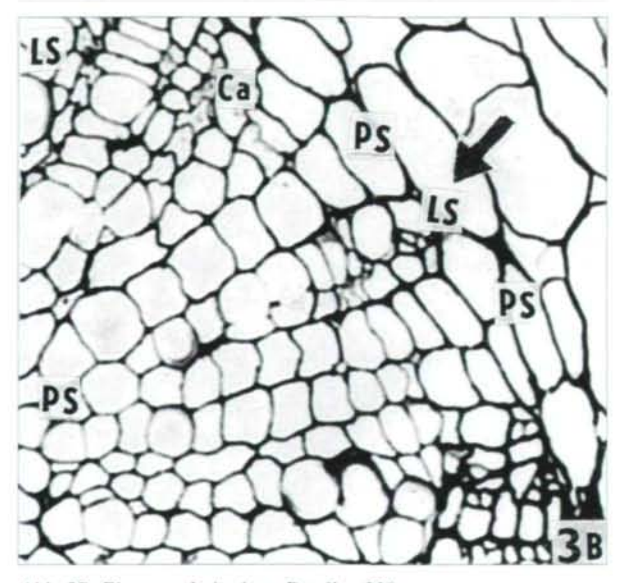


Abb. 3B. Ein neuer Leitsektor. Detail. x 320.-




Abb. 3C. Längsschnitt des Zentralzylinders, x 600 - Ca - Cambium, En - Endodermis, LS - Leitsektor, Pe - Perizykel, Ph -Phloem, PS - parenchymatischer Sektor, X - Xylem

Die Größe der meristematischen Zellen innerhalb parenchymatischer Sektoren, bedingt durch die niedrige Proliferationsaktivität und intensive Zellexpansion, könnte dazu führen, daß über die Richtigkeit der Bezeichnung dieser Zellen als Strahlinitialen Zweifel aufkommen könnten. Einige Eigenschaften unterstützen jedoch diese Möglichkeit. Die Lage der parenchymatischen Sektoren entspricht der Lage der primären Strahlen gegenüber den Xylempolen. Es befindet sich hier die bekannte Umformung der Initialen, weil ein Wechsel der Strahlinitialen in fusiforme Initialen und vice versa erfolgen kann. Die Konsequenz des ersten Typs der Umformung, bei dem nämlich im parenchymatischen Sektor ein neuer schmaler Leitsektor entsteht, ist in der Abb. 3B dokumentiert.

Die Teilungen der Fusiforminitialen und der Strahlinitialen stellen selbstregulierende, asynchron verlaufende Prozesse dar. Die Konsequenzen sind beim Wurzelcambium von *Echinocactus* besonders deutlich. In jungen Wurzeln entsteht demzufolge ein anomaler Cambiumtyp mit modifizierter Entwicklung der primären Strahlen. Die Bildung von Leitgewebe bleibt, in der Übereinstimmung mit dem tetrarchen Wurzelmuster, auf vier Leitgewebesektoren beschränkt. Diese Sektoren bleiben durch das Parenchym der breiten primären Strahlen voneinander getrennt. Die Reduktion des Leitgewebes in Form von selbständigen, strahlförmigen Sektoren, die durch hohe und breite parenchymatische Strahlen getrennt sind, ähnelt einem der atypischen Xylemmuster, die bei den Stämmen von *Cactoideae* von Gibson (1973) beschrieben wurden. In den Stämmen dieser Subfamilie können folgende Strukturen entstehen:

a/ Üblicher Typ eines kohärent verlaufenden und den zusammenhängenden Zylinder des sekundären Xylems trennenden Cambium.

b/ Cambium mit verspäteter Entwicklung im Interfaszikularbereich. Das sekundäre Xylem stellt hier eine Netzform mit einer hohen Anzahl auffälliger linsenförmiger Strahlen dar.

c/ Das sekundäre Xylem, geteilt in einzelne zu einem Ring angeordnete Strahlen. Die primären Markstrahlen formieren sich von der Spitze bis zur Basis des Sprosses.

Das in den Wurzeln von *Echinocactus platyacanthus* zu entwickelnde Muster ähnelt dem letzten Typ, das sich jedoch so formierte, welcher dessen Entstehung dem primären Wurzelbau entspricht. Das angeführte anomale Sekundärwachstum dieser Subfamilie ist also nicht

nur für bestimmte Sprosse charakteristisch. Dessen Vorkommen in den Wurzeln bestätigt auch GIBSON (1973), der diese Reduktion des sekundären Xylems in Form von voneinander getrennten Strängen in Wurzeln von *Peniocereus marianus* beobachtete. Eine ähnliche Struktur kommt auch in den Sprossen bei dikotylen Lianen (z.B. bei *Aristolochia*), wo man ihr insbesondere die mechanische Funktion zuspricht, vor (PHILIPSON et al. 1971). In diesem Falle weisen die Autoren auf das schwer definierbare Cambium der Strahlen hin. Was die jungen Wurzeln der untersuchten Sukkulente betrifft, könnte deren atypische Struktur auf die Spezialisierung bezugnehmend auf die Sammlung von Wasserreserven und auf die Anpassung auf drastische Veränderungen im Wurzelvolumen hinweisen.

## Zusammenfassung

Der primäre Wurzelbau erfolgt bei *Echinocactus platyacanthus* auf normalem Wege. Das Leitgewebemuster ist tetrarch, auffällig ist der hohe Anteil der primären Rinde, der einen bis zu 90-prozentigen Flächenanteil am Wurzelquerschnitt besitzt.

Die Form des sekundären Dickenwachstums ist speziell. Für die Bildung und Funktion des Wurzelcambiums ist die unterschiedliche Aktivität der Fusiforminitialen und der primären Strahlinitialen charakteristisch. Durch die Aktivität der ersten bilden sich gegenüber den Phloempolen nach innen vier Leitgewebestränge, die abwechselnd vier breite primäre Strahlen voneinander trennen, welche von Strahlinitialen abstammen. Die Selbständigkeit der Leitsektoren und die auffällig niedere Aktivität der Strahlinitialen, die durch stärkeres Größenwachstum der Zellen in parenchymatischen Sektoren kompensiert wird, verursacht bei diesen Wurzeln eine atypische Form des sekundären Dickenwachstums. Mit Rücksicht auf die intensive Entwicklung parenchymatischer Sektoren im Zentralzylinder dieser Sukkulente wird ein Zusammenhang zur Wasserakkumulation und zu einer Anpassung auf drastische Volumenveränderungen junger Wurzeln diskutiert.

## Literatur

ALTERSOR A., SILVA C. & E. ECZURRA (1994): Allometric neoteny and evolution of succulence in cacti. — Bot. J. of the Linnean Society **114**: 283-292.

BRUNDRETT M.C., ENSTONE D.E. & C.A. PETERSON (1988): A berberin-anilin blue fluorescent staining procedure for suberin, lignin and callose in plant tissue. — Protoplasma **146**: 133-142.

BRUNDRETT M.C., KENDRICK B. & C.A. PETERSON (1991): Efficient lipid staining in plant material with Sudan Red 7B or Fluoral Yellow 088 in polyethylene glycol-glycerol. — Biotech. Histochem. **66**: 111-116.

EWERS F.W., NORTH G.B. & P.S. NOBEL (1992): Root-stem junctions of a desert monocotyledon and dicotyledon: hydraulic consequences under wet conditions and during drough. — New Phytol. **121**: 377-385.

GIBSON A.C. (1973): Comparative Anatomy of secondary xylem in *Cactoideae* (*Cactaceae*). — Biotropica **5**: 29-65.

GIBSON A.C. & P.S. NOBEL (1986): The Cactus Primer. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, England, 286 pp.

LUX A. (1981): A rapid method for staining semi-thin sections of plant material. (in Slovak). — Biologia (Bratislava) **36**: 753-757.

LUX A., MIKUS M., HANACKOVA Z. & J. KRISTIN (1994): Radicle of *Echinocactus platyacanthus* (*Cactaceae*). — Plant and Soil **167**: 17-21.

MAUSETH J.D. (1978): The structure and development of an unusual type of articulated laticifer in *Mammillaria* (*Cactaceae*). — Am. J. Bot. **65**: 415-420.

MAUSETH J.D. & B.J. PLEMONS (1995): Developmentaly variable, polymorphic woods in cacti. — Amer. J. Bot. **82**: 1199-1205.

PHILIPSON W.R., WARD J.M. & B.G. BUTTERFIELD (1971): The vascular cambium. Its development and activity. Chapman and Hall LTD, London, 182 pp.

PRESTON C.E. (1900): Observations on the root system of certain *Cactaceae*. — Bot. Gaz. **30**: 348-351.

**Authors addresses:**

Alexander LUX
Abt. für Pflanzenphysiologi e der Naturwissensch.
Fakult., Comenius Univ., Mlynská dol. B/2,
SK - 842 15
Bratislava,
SLOVAK REPUBLIK

Shinobu INANAGA
Arid Land Research Center, Tottori University, 1390,
Hamasaka, Tottori 680,
JAPAN